ПАРАЗИТОЛОГИЯ, XIV, 6, 1980

УДК 576.895.75 : 576.591.4

УЛЬТРАСТРУКТУРА АНТЕННАЛЬНЫХ СЕНСИЛЛ КЛОПА RHODNIUS PROLIXUS (HEMIPTERA, REDUVIIDAE)

С. Ю. Чайка

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

На антеннах кровососущего клопа *R. prolixus* расположены сенсиллы 7 типов: гребенчатые и простые хеты, трихоидные остроконечные, трихоидные тупоконечные (вкусовые и обонятельные), базиконические и целоконические. Кутикула трихоидных и базиконических сенсилл пронизана порами, что свидетельствует об их обонятельной функции. Длинные трихоидные тупоконечные сенсиллы имеют строение, свойственное вкусовым сенсиллам. Гребенчатые и простые хеты иннервируются одной рецепторной клеткой и являются механорецепторами. Исследовано изменение численности антеннальных сенсилл в онтогенезе клопа.

Ультраструктура сенсилл, расположенных на антеннах клопов, изучена недостаточно полно. Несмотря на многочисленность видового состава отряда, разную трофическую специализацию и экологию его представителей, строение антеннальных сенсилл исследовано к настоящему времени лишь у 3 видов: *Lygaeus kalmii* (Slifer, Sekhon, 1963), *Dysdercus intermedius* (Gaffal, Hansen, 1972), *Cimex lectularius* (Levinson e. a., 1974; Steinbrecht, Müller, 1976).

В настоящей работе изложены результаты исследования ультраструктуры сенсилл антенн кровососущего клопа *Rhodnius prolixus* Stål.— обитателя тропиков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовались личинки и имаго клопа, взятые из лабораторной культуры. Для изучения общей морфологии и подсчета сенсилл антенны заключали в жидкость Фора, а также исследовали в растровом электронном микроскопе «HSM-2A». Для изучения ультраструктуры сенсилл антенны фиксировали в 2.5%-ном растворе глутаральдегида на фосфатном буфере, затем постфиксировали в 2%-ном растворе четырехокиси осмия. Общее время фиксации не менее 4 ч. Обезвоженный в серии спиртов материал заливали в смесь смол эпон. Ультратонкие срезы окрашивали и изучали в электронном микроскопе «JEM-100B».

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На антеннах клопа расположены сенсиллы 7 типов: гребенчатые и простые хеты, трихоидные остроконечные, трихоидные тупоконечные (вкусовые и обонятельные), базиконические и целоконические (рис. 1—3; 4, *1*, *2*; см. вкл.). Гребенчатые хеты (рис. 4, *1*) расположены у личинок на всех 4 члениках антенн, а у имаго эти сенсиллы отсутствуют на дистальном членике. Простые хеты расположены у личинок преимущественно на 4-м (терминальном) членике, а у имаго они имеются и на 3-м. Расположение сенсилл остальных типов довольно однообразно: у личинок они расположены только на дистальной половине терминального членика, а у имаго — на всей поверхности 4-го и дистальной половине 3-го члеников (рис. 4, *2*).

Количество антеннальных сенсилл на разных стадиях развития клопа представлено в таблице. Как следует из таблицы, увеличение численности сенсилл всех типов происходит последовательно на всех стадиях развития клопа.

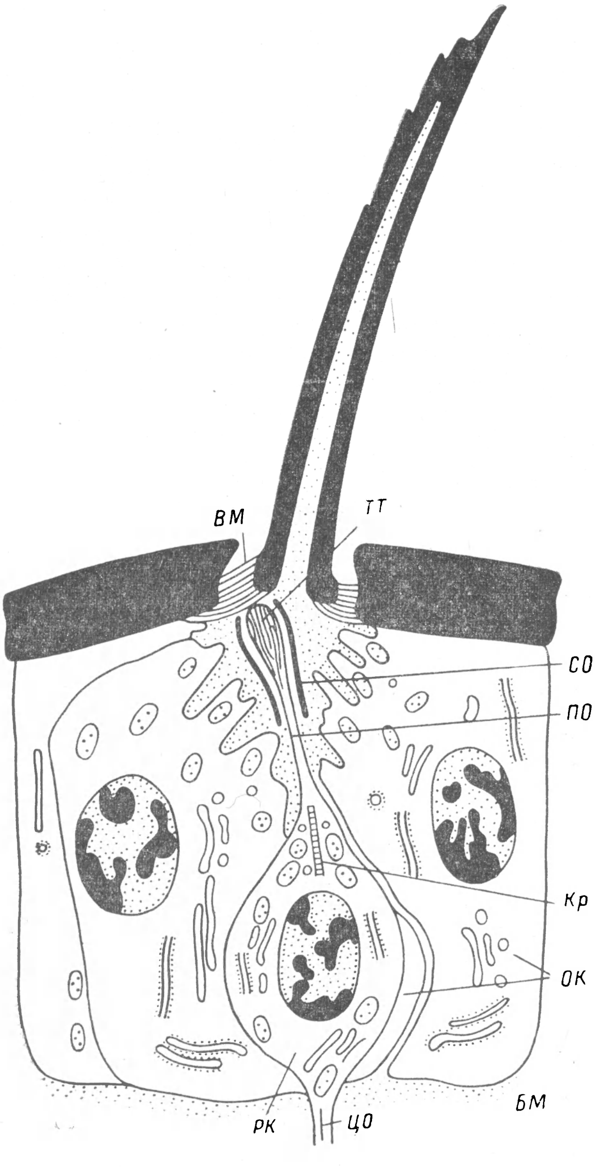

Рис. 1. Схема ультраструктурной организации гребенчатой хеты.

БМ — базальная мембрана, *ВМ* — волокнистая мембрана, *Кр* — корешок, *ОК* — обкладочная клетка, *ПО* — периферический отросток рецепторной клетки, *РК* — рецепторная клетка, *СО* — сколопоидная оболочка, *ТТ* — трубчатое тело, *ЦО* — центральный отросток, *ШК* — шванновская клетка.

Гребенчатые хеты являются типичными механорецепторами (рис. 1). Их длина достигает 125 мкм. На кутикулярном отделе этих сенсилл имеется несколько зубчиков (рис. 1, 4). Гребенчатые хеты иннервируются одной рецепторной клеткой, периферический отросток которой заканчивается у основания хеты трубчатым телом (рис. 5, *1*, см. вкл.). Рядом с трубчатым телом периферического отростка расположено округлое образование, содержимое которого отличается от окружающей его кутикулы. По-видимому, через эту модифицированную кутикулу передается механическое отклонение волоска к трубчатому телу. Дистальная часть периферического отростка окружена сколопоидной оболочкой. В кутикулярном отделе гребенчатых хет имеется полость (рис. *3*, *в*).

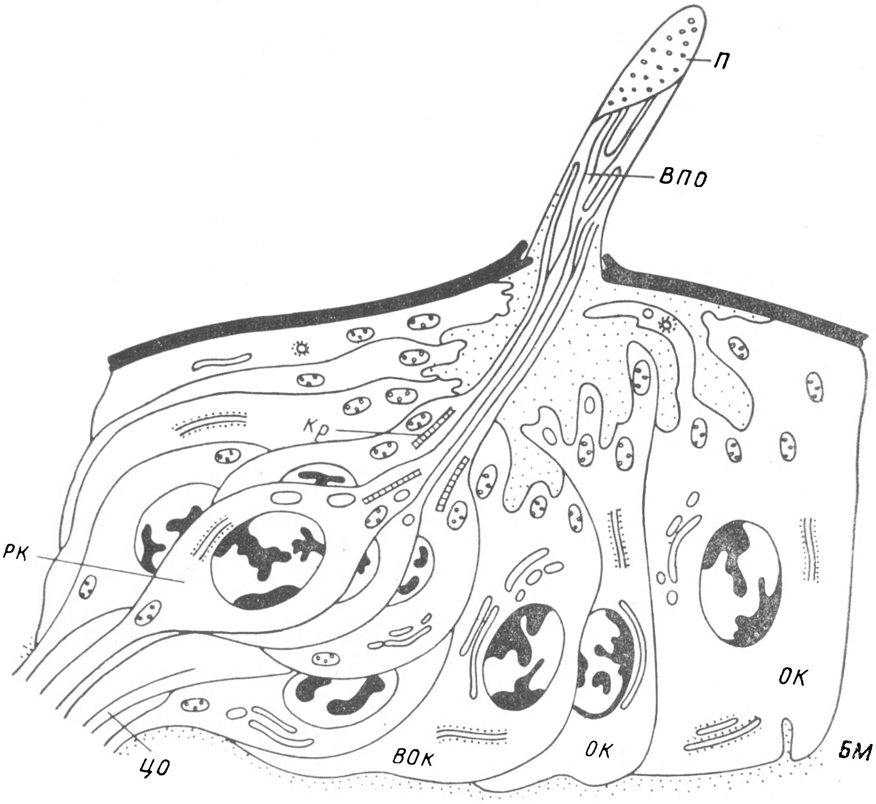

Рис. 2. Схема ультраструктурной организации трихоидной обонятельной сенсиллы.
ВОК — внутренняя обкладочная клетка, *ВПО* — ветви периферических отростков, *П* — поры. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Простые хеты также являются механорецепторами. Они, как и гребенчатые хеты, иннервируются одной рецепторной клеткой, периферический отросток которой формирует трубчатое тело.

Трихоидные тупоконечные сенсиллы по ультраструктурной организации разделяются на два типа: трихоидные вкусовые сенсиллы и трихоидные обонятельные сенсиллы. По внешнему виду

Количество антеннальных сенсилл в онтогенезе клопа *R. prolixus* ($n=10$)

Стадия развития клопа	Число сенсилл на одной антенне						Всего
	гребенчатые хеты	простые хеты	трихоидные остроконечные	трихоидные тупоконечные	базиконические	целоконические	
Личинка I возраста	151±3.98	12±0.31	78±3.12	4	15±0.25	2	262
Личинка II возраста	201±2.47	12±0.27	108±2.36	6	16±0.27	2	345
Личинка III возраста	242±2.31	12±0.31	170±4.21	11±0.22	21±0.23	2	458
Личинка IV возраста	294±3.75	18±0.75	306±5.10	16±0.30	36±1.44	2	672
Личинка V возраста	386±5.87	21±0.95	360±6.87	34±1.54	45±1.0	2	848
Имаго	446±7.5	88±2.0	795±10.7	170±3.98	165±4.05	4	1668

эти сенсиллы слабо различаются друг от друга, поэтому в таблице дано суммарное число сенсилл этих типов.

Длина кутикулярного отдела трихоидных вкусовых сенсилл равна 60—70 мкм (рис. 4, *2*). Сенсиллы иннервируются 5 рецепторными клетками: 4 являются хеморецепторными, а 5-я — механорецепторной (рис. 5, *2*). На поперечных срезах через кутикулярный отдел можно видеть 4 периферических отростка, проходящих в кутикулярной полости волоска, а периферический отросток 5-й (механорецепторной) клетки заканчивается у основания волоска трубчатым телом. Характерно, что сколопоидная оболочка, окружающая периферические отростки в полости волоска, может проходить как в центре волоска, так и вблизи его кутикулы (рис. 3, *а*; 4, *3*). В последнем случае соприкасающаяся с кутикулой сколопоидная оболочка образует толстостенную полость волоска.

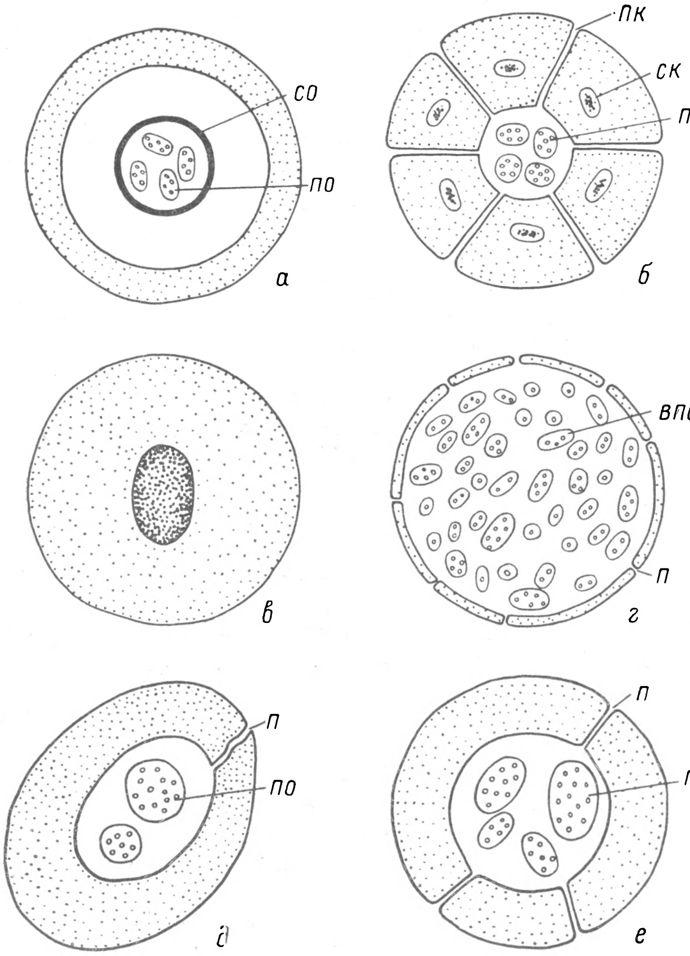

Рис. 3. Схема строения кутикулярных отделов антеннальных сенсилл клопа.

а — трихоидная вкусовая сенсилла, *б* — базиконическая, *в* — гребенчатая хета, *г* — трихоидная тупоконечная (обонятельная), *д*, *е* — трихоидные остроконечные сенсиллы. *ПК* — поровый канал, *СК* — стержневидный канал.
Остальные обозначения такие же, как на рис. 1 и 2.

Трихоидные тупоконечные сенсиллы второй разновидности являются типичными обонятельными рецепторами. Длина кутикулярного отдела равна 50—60 мкм. Кутикула волоска довольно тонкая (ширина 0.17 мкм) и пронизана порами (рис. 2). Поры имеют простое строение, т. е. поровые трубки не обнаруживаются (рис. 3, *г*; 4, *5*). Число пор в кутикуле волоска довольно велико; на одном поперечном срезе наблюдается до 10—12 пор. В полости волоска периферические отростки рецепторных клеток интенсивно ветвятся; число ветвей в плоскости одного среза достигает 150. Диаметр ветвей периферических отростков варьирует от 0.035 до 0.40 мкм (рис. 4, *5*).

Число рецепторных клеток, входящих в состав трихоидных тупоконечных обонятельных сенсилл достигает 32 (рис. 5, *5*, *6*). Это самые большие по числу рецепторных клеток сенсиллы на антенне клопа. Все рецепторные клетки одной сенсиллы лежат компактно и не разделены на отдельные группы. Периферические отростки рецепторных клеток по своей ультраструктурной организации разделяются на три отдела: проксимальный, центральный и дистальный. В наиболее широком проксимальном отделе наблюдается значительное число митохондрий. Ресничка, которая занимает центральный отдел периферического отростка состоит из 9 пар периферических микротрубочек (рис. 5, *6*). Дистальный отдел периферических отростков содержит исключительно только микротрубочки. Сколопоидная оболочка вокруг периферических отростков отсутствует.

Обкладочные клетки вблизи кутикулярного отдела сенсиллы образуют многочисленные складчатые структуры, состоящие преимущественно из клеточных мембран. Во многих местах между обкладочной клеткой и периферическими отростками рецепторных клеток формируются десмосомы.

Трихоидные остроконечные сенсиллы являются наиболее многочисленными сенсиллами на антенне клопа. Кутикулярный отдел сенсилл имеет длину около 70 мкм (рис. 4, *2*). В кутикулярном отделе имеются поры, однако их размещению не свойственна высокая плотность (рис. 4, *4*). Так, на одном поперечном срезе обычно имеется 1—3 поры (рис. 3, *д*, *е*). Поровые трубки не обнаруживаются. В полости кутикулярного отдела проходят периферические отростки рецепторных клеток.

Каждая трихоидная остроконечная сенсилла иннервируется 2—3 рецепторными клетками (рис. 5, *3*, *4*). Ультраструктура рецепторных клеток характеризуется значительным богатством цитоплазматических органелл. Ядро клетки имеет поперечник равный 4 мкм. В цитоплазме клеток имеются многочисленные мембраны эндоплазматического ретикулума, рибосомы, митохондрии. В проксимальном отделе периферических отростков рецепторных клеток лежат базальные тела, от которых в сторону перикариона отходят поперечно исчерченные корешки. Диаметр базального тела равен 0.2 мкм. Периферические отростки в этой области плотно окружены внутренней обкладочной клеткой.

В центральном отделе диаметр периферических отростков уменьшается до 0.25 мкм, и они приобретают строение реснички (рис. 5, *4*). В дистальном отделе периферические отростки содержат микротрубочки, которые следуют до их вершин. На всем протяжении периферические отростки окружаются выростами обкладочных клеток. Часто эти выросты имеют микровиллярное строение.

Базиконические сенсиллы характеризуются своеобразным строением кутикулярного отдела. В центре шипа расположена сравнительно узкая полость, по которой проходят 4 периферических отростка рецепторных клеток. С наружной средой центральная полость связана 6 поровыми каналами, которые проходят через всю кутикулу шипа (рис. 3, *б*; 4, *6*). Диаметр поровых каналов равен 0.012 мкм. Кроме этих каналов, кутикулу шипа пронизывают в вертикальном направлении 6 стержневидных каналов, заполненных гомогенным веществом. Эти стержневидные каналы не вступают в контакт ни с внутренней полостью шипа, ни с поровыми каналами. Их диаметр равен 0.15—0.20 мкм.

Базиконические сенсиллы иннервируются 4 рецепторными клетками. Ультраструктурная организация рецепторных клеток довольно обычная; имеются базальные тела, корешки, ресничка. Дистальные отделы периферических отростков окружены сколопоидной оболочкой.

Целоконические сенсиллы — самый малочисленный тип сенсилл на антеннах клопов; у личинок обнаруживается только 2 сенсиллы, а у имаго — 4.

Центральные отростки (или аксоны) рецепторных клеток всех сенсилл вместе с шванновскими клетками сгруппированы в два антеннальных нерва. В состав каждого нерва входят аксоны, имеющие разный диаметр — от 0.12 до 2.5 мкм. Из цитоплазматических органелл в аксонах преобладают микротрубочки и митохондрии.

ОБСУЖДЕНИЕ

При электронномикроскопическом исследовании сенсилл клопа *R. prolixus* выявлено 7 типов сенсилл, в то время как при светооптическом исследовании было обнаружено только 4 типа (Wigglesworth, Gillett, 1934). На антеннах клопа имеются механорецепторные, вкусовые и обонятельные сенсиллы. Исходя из ультраструктурной организации, можно допустить, что обонятельную функцию выполняют трихоидные и базиконические сенсиллы. Вкусовую функцию имеют трихоидные тупоконечные сенсиллы, а механорецепторную — гребенчатые и простые хеты.

Наиболее многочисленными являются обонятельные сенсиллы. У имаго клопа *R. prolixus* обонятельные сенсиллы расположены на двух терминальных члениках антенн, в то время как у кровососущего клопа *Cimex lectularius* обонятельные сенсиллы сконцентрированы в двух небольших зонах в дистальной части терминального членика (Levinson e. a., 1974; Steinbrecht, Müller, 1976).

Кутикулярные отделы обонятельных сенсилл имеют поры, однако поровые трубки, которые часто имеются в обонятельных сенсиллах насекомых, нами не обнаружены. Такое строение пор наблюдается иногда в обонятельных сенсиллах кровососущих двукрылых (Чайка, 1975).

Следует отметить наличие довольно большого числа хеморецепторных сенсилл на антеннах клопа *R. prolixus*. Число хеморецепторных (вкусовых и обонятельных) сенсилл превышает у имаго 1100. Такое большое число хеморецепторных, в особенности обонятельных сенсилл, связано с особенностями паразитизма этого вида. Известно, что преобладающее число видов сем. *Reduviidae* являются хищниками, которым для успешного поиска жертв необходимо сильное развитие обонятельных рецепторов. Хотя клоп *R. prolixus* и является кровососом теплокровных животных, в его жизненной схеме не наблюдается тенденций к сближению с хозяином-прокормителем, кроме моментов, связанных с собственно актом кровососания. Необходимость многократного в течение жизни поиска хозяина и обусловила, по-видимому, обильное развитие обонятельных рецепторов на антеннах этого клопа.

У постельного клопа *C. lectularius*, который обитает в большей близости к хозяину, число хеморецепторных сенсилл на одной антенне значительно меньше (около 60) (Levinson e. a., 1974).

Различен также характер изменения числа сенсилл в онтогенезе этих двух видов кровососущих клопов. Так, у постельного клопа увеличение численности сенсилл происходит только при линьке на 2-й и 3-й возраста (Левин, Белявская, 1975). У клопа *R. prolixus*, как следует из нашей таблицы, значительное увеличение сенсилл происходит при каждой линьке.

Литература

Левин Н. А., Белявская В. И. 1975. Онтогенетическая изменчивость количественной характеристики и локализации антеннальных сенсилл постельного клопа. В кн.: Хеморецепция насекомых, № 2. Вильнюс: 57—60.

Чайка С. Ю. 1975. Некоторые закономерности эволюции обонятельного аппарата двукрылых. — Журн. общей биол., 36 (6): 870—877.

Gaffal K. P., Hansen K. 1972. Mechanorezeptive Strukturen der antennalen Haarsensillen der Baumwollwanze Dysdercus intermedius Dist. — Z. Zellforsch. micr. Anat., 132: 79—94.

Levinson H. Z., Levinson A. R., Müller B., Steinbrecht R. A. 1974. Structure of sensilla, olfactory perception, and behavior of the bedbug, Cimex lectularius, in response to its alarm pheromone. — J. Insect Physiol., 20 (7): 1231—1248.

Slifer E. H., Sekhon S. S. 1963. Sense organs on the antennal flagellum of the small milkweed bug, Lygaeus kalmii Stål (Hemiptera, Lygaeidae). — J. Morphol., 112 (2) : 165—194.

Steinbrecht R. A., Müller B. 1976. Fine structure of the antennal receptors of the bed bug, Cimex lectularius L. — Tissue and Cell,8(4) : 615—636.

Wigglesworth V. B., Gillett J. D. 1934. The function of the antennae in Rhodnius prolixus (Hemiptera) and the mechanism of orientation to the host. — J. Exp. Biol., 11: 120—139.

THE ULTRASTRUCTURE OF THE ANTENNAL SENSILLAE OF THE BUG RHODNIUS PROLIXUS (HEMIPTERA, REDUVIIDAE)

S. Yu. Chaika

SUMMARY

On the antenna of the bug *R. prolixus* we found numerous receptors which can be classified into three categories: mechanoreceptors (sensilla chaetica), olfactory (sensillae trichodea, basiconica and caeloconica) and gustatory (sensilla trichodea) receptors. The number, size and distribution on the antenna of each type have been recorded. A description of each of these sense organs is given. Tactile hairs are present on all of the antennal segments while thin-walled chemoreceptors are limited to segments 3 and 4. The tactile hairs are innervated by a single bipolar sensory cells. In fine structure each dendrite reveals the following successive regions; a broad inner segment, a ciliary region, a region with neurotubules. Two types of thin-walled sensilla trichoidae differ in the structure of ther walls and internal parts. It was shown that the cuticular part of the olfactory trichoid hairs has pores; the cuticular part of the basiconic sensillae had longitudinal canals.

Вклейка к ст. С. Ю. Чайка (с. 486)

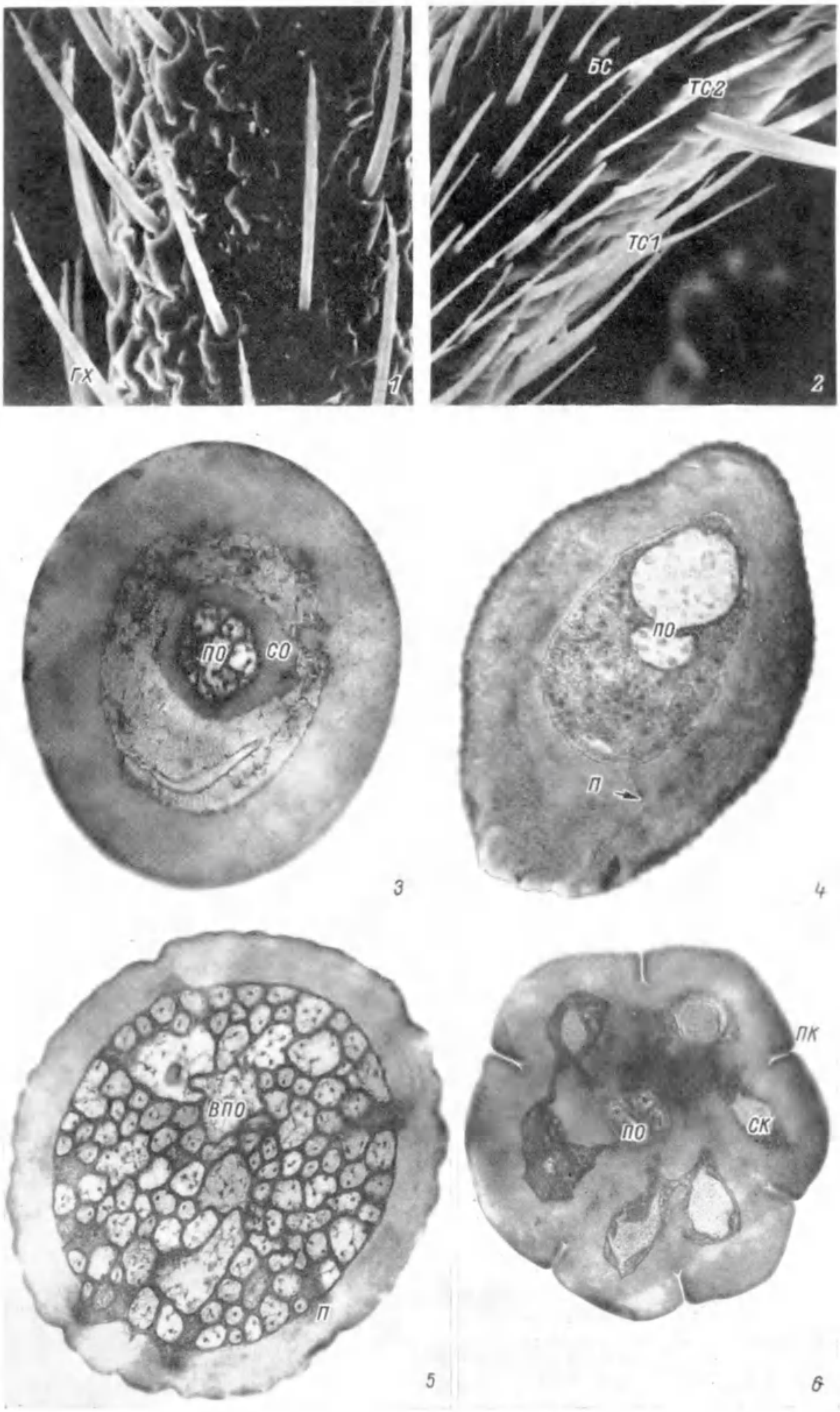

Рис. 4. Ультраструктура кутикулярных отделов антеннальных сенсилл клопа *R. prolixus*.

1 — поверхность 2-го членика антенны, ×540; *2* — поверхность 4-го членика антенны, ×540; *3* — срез через волосок трихоидной вкусовой сенсиллы, ×60 000; *4* — срез через волосок трихоидной остроконечной сенсиллы, ×60 000; *5* — срез через волосок трихоидной обонятельной сенсиллы, ×50 000; *6* — срез через кутикулярный отдел базиконической сенсиллы, ×60 000; *БС* — базиконическая сенсилла, *ГХ* — гребенчатая хета, *ТС1* — трихоидная остроконечная сенсилла, *ТС2* — трихоидная тупоконечная сенсилла. Остальные обозначения такие же, как и на рис. 1—3.

Вклейка к ст. С. Ю. Чайка

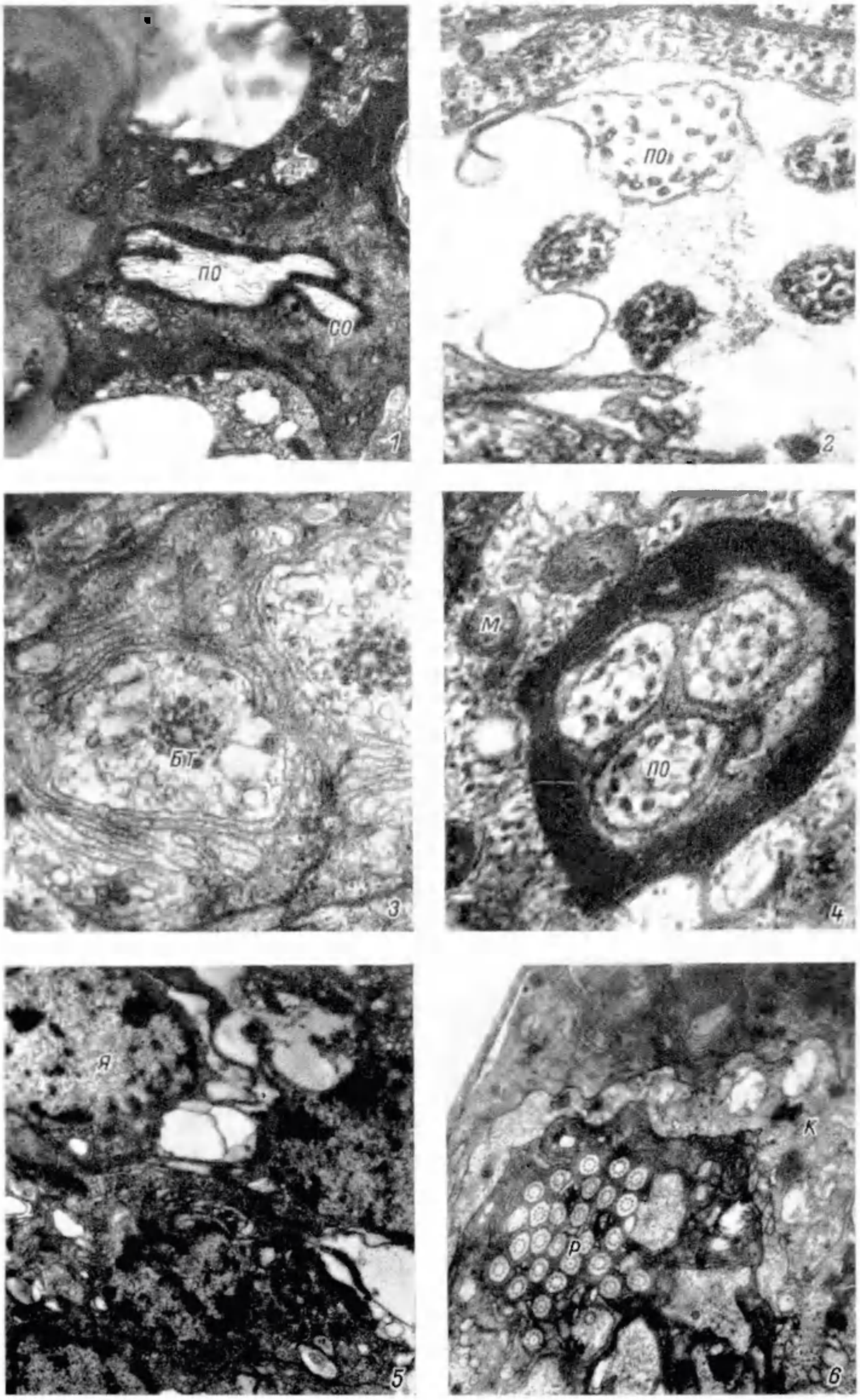

Рис. 5. Ультраструктура субкутикулярных отделов антеннальных сенсилл клопа *R. prolixus*.

1 — субкутикулярный отдел гребенчатой хеты, ×12 000; *2* — периферические отростки трихоидных вкусовых сенсилл, ×70 000; *3*, *4* — периферические отростки трихоидных остроконечных сенсилл, ×50 000 (*3*), ×90 000 (*4*); *5* — рецепторный отдел трихоидных обонятельных сенсилл, ×12 000; *6* — субкутикулярный отдел трихоидных обонятельных сенсилл, ×15; *БТ* — базальное тело, *М* — митохондрии, *Р* — ресничка, *Я* — ядро.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1—3.